

Rapport d'étude à l'attention de :  
INRA, UR PSH (Plantes et Systèmes de culture Horticoles)

**Evaluation de la faisabilité et des conditions d'adaptation au manguier  
du modèle de culture 'QualiTree' développé sur pêcher**

Isabelle Grechi  
Cirad-UPR HortSys

*- Décembre 2013 -*

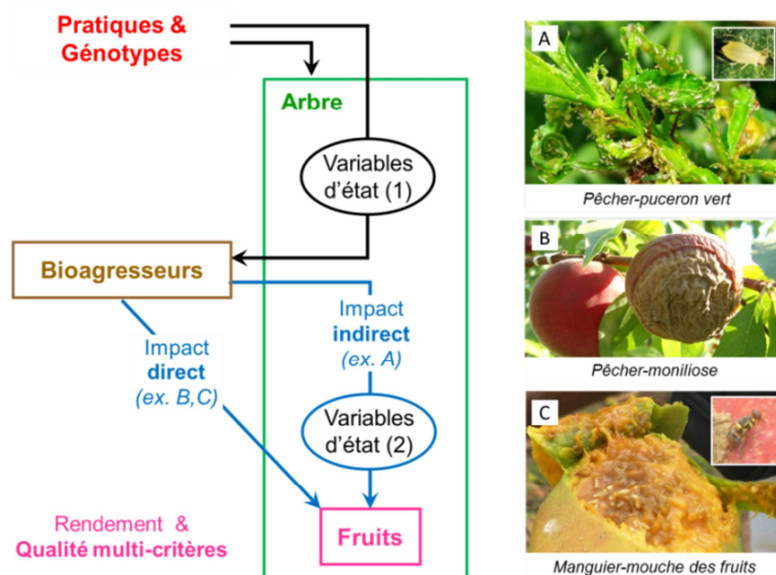
Financement :

Projet ModQual - Action clé DAMAGE du méta-programme SMaCH

## 1. Introduction : contexte général et objectif de l'étude

L'horticulture est désormais considérée comme une composante essentielle du développement durable, de la sécurité et de l'équilibre alimentaire mondial : d'une part les systèmes horticoles ont la capacité à créer du revenu et des emplois, en particulier dans les pays du Sud, et d'autre part les apports nutritionnels spécifiques des fruits et légumes sont bénéfiques pour la santé humaine. Parallèlement, des préoccupations concernant les impacts des modes de production sur la santé humaine et sur l'environnement, ainsi que des exigences de la part des consommateurs et des marchés en termes de qualité nutritionnelle, gustative et sanitaire des productions horticoles sont apparues dans les pays du Nord et émergent dans ceux du Sud. La question environnementale est un élément important de cette évolution et qui est d'autant plus légitime pour les productions fruitières. Celles-ci sont confrontées à de fortes pressions parasitaires pouvant provoquer des pertes de récolte importantes. Ces pertes ne sont pas seulement quantitatives mais peuvent également être qualitatives. Elles résultent de dommages directs sur les fruits ou indirects via des dommages sur les parties végétatives. Les méthodes utilisées pour lutter contre les bioagresseurs font le plus souvent appel à une utilisation intensive de pesticides néfastes pour la santé humaine et l'environnement. La prise de conscience de ces effets indésirables se traduit par une réglementation européenne de plus en plus exigeante (e.g. normes sur les teneurs maximales en résidus dans les fruits, retrait du marché de certaines matières actives, etc.) qui vise à réduire l'utilisation des pesticides (Aubertot et al., 2005). Au niveau national, le plan 'Ecophyto 2018' a pour objectif de réduire de 50% l'usage des pesticides sur le territoire national à l'horizon 2018. Cet objectif passe par un recours privilégié à des méthodes alternatives aux pesticides, telles que les méthodes culturales et génétiques. Celles-ci visent par exemple à réduire la disponibilité et l'exposition des organes ou des stades de la plante sensibles aux bioagresseurs, à réduire la qualité nutritive des plantes, à augmenter leurs composés de défense, etc. Cependant, les pratiques et les génotypes choisis pour limiter les pertes de production causées par les bioagresseurs peuvent aussi avoir une incidence directe sur le potentiel de production de l'arbre (i.e. la production en l'absence de bioagresseurs) en termes de rendement et de qualité des fruits. Le raisonnement des choix techniques pour optimiser les performances du verger demande de prendre en compte ces différents effets simultanément. La recherche agronomique est aujourd'hui sollicitée sur sa capacité à construire des systèmes de production qui répondent à des exigences sociétales en évolution. Pour l'avenir, un enjeu majeur en production fruitière est de concevoir des systèmes de production qui sont moins dépendants des pesticides et assurent une production suffisante en quantité mais aussi en qualité. La modélisation représente une approche pertinente pour représenter la complexité des processus en jeu dans l'élaboration du rendement et de la qualité des fruits en présence de stress biotique, ainsi que pour aborder la question de leur pilotage par les pratiques.

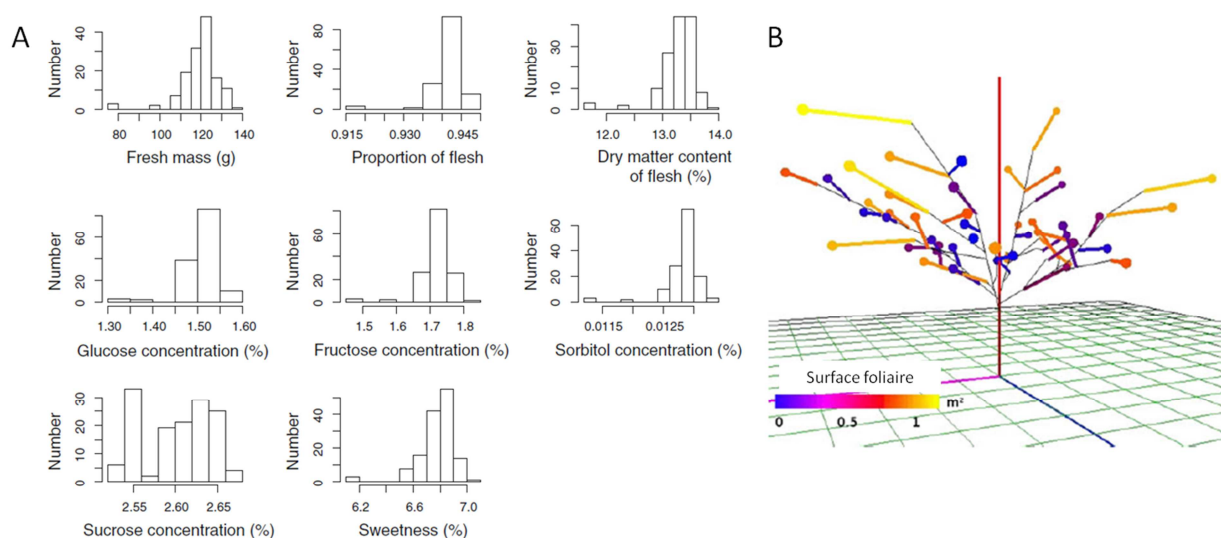
C'est dans ce contexte et dans le cadre du projet ModQual que les unités Hortsys (Cirad) et PSH (Inra) collaborent au développement d'un cadre de modélisation générique, guidé par les processus, pour analyser et quantifier l'impact des bioagresseurs et de leur gestion sur la production (rendement et qualité multicritères) pour des cultures fruitières pérennes (Fig. 1). Ce cadre de modélisation aura une portée générale mais dans l'immédiat il est éprouvé sur un petit nombre de pathosystèmes exemplaires [manguier-mouches des fruits (*Bactrocera* et *Ceratitis* spp.), pêcher-moniliose (*Monilinia* spp.) et pêcher-puceron vert (*Myzus persicae*)] choisis pour leur importance économique et leur intérêt scientifique. Le pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch) et le manguier (*Mangifera indica* L.) sont parmi les dix premières productions fruitières mondiales (manguier : 39 millions de tonnes ; pêcher : 21 millions de tonnes en 2011 ; FAOSTAT) et sont largement présents en régions tempérées pour le premier et en régions intertropicales et tropicales pour le second. Les pucerons verts (*Myzus persicae*) sont des insectes piqueurs-suceurs qui consomment les photoassimilats et perturbent la croissance des pousses feuillées de l'arbre, ce qui peut indirectement impacter la croissance et la qualité des fruits. Les arbres sont capables de tolérer jusqu'à un certain niveau d'infestation sans que la production soit impactée, au moins à court terme (Grechi et al., 2008). Cependant, la capacité de l'arbre à tolérer des infestations successives est questionable. L'étude de ce pathosystème permet d'aborder la question des pertes de production à différentes échelles de temps, c'est-à-dire de l'année jusqu'à la durée de vie d'un verger.



**Fig. 1.** Illustration du cadre de modélisation et des pathosystèmes choisis pour l'éprouver. (A) Dégâts de pucerons et (B) de moniliose sur pêcher ; (C) Dégâts de mouches des fruits sur mangquier.

Les bioagresseurs des deux autres pathosystèmes induisent des dommages directs sur les fruits. Les mouches des fruits (*Bactrocera* and *Ceratitis* spp.) déposent leurs œufs sous l'épiderme des mangues puis les larves se nourrissent de la pulpe. Le fruit finit par pourrir et chute prématurément. La moniliose (*Monilinia* spp.) est une maladie fongique provoquant également une pourriture du fruit au champ ou après récolte. Certaines génotypes et pratiques, en modifiant la croissance et les caractéristiques biochimiques ou physiques des pousses feuillées et des fruits (e.g. la taille, la fertilisation, l'irrigation, l'éclaircissage) ou en réduisant l'exposition des stades sensibles des fruits (e.g. la date de récolte), permettent de réduire les infestations par les bioagresseurs (Gibert, 2007 ; Grechi et al., 2008 ; Sauge et al., 2006 ; Sauge et al., 2010 ; Rattanapun et al., 2009 ; Rossetto et al., 2009). Ces modifications, et plus particulièrement celles intervenant aux niveaux des fruits, modifient également les processus physiologiques impliqués dans l'élaboration de la qualité des fruits. Aussi, le raisonnement de la conduite des vergers (i.e. le choix des techniques et des génotypes) appelle à s'interroger sur le compromis entre les pertes de rendement et les pertes de qualité.

Un modèle de culture, le modèle 'QualiTree' (Lescourret et al., 2011), a été développé sur pêcher par l'équipe PSH. Il s'agit d'un modèle mécaniste guidé par les processus physiologiques liés à l'assimilation et à la gestion du C (photosynthèse, mise en réserve, mobilisation, allocation, respiration, croissance) et aux flux d'eau (transfert, transpiration des fruits). Il prend en compte l'architecture de l'arbre et les pratiques culturales et prédit la variabilité intra-arbre de la qualité des fruits (Fig. 2).



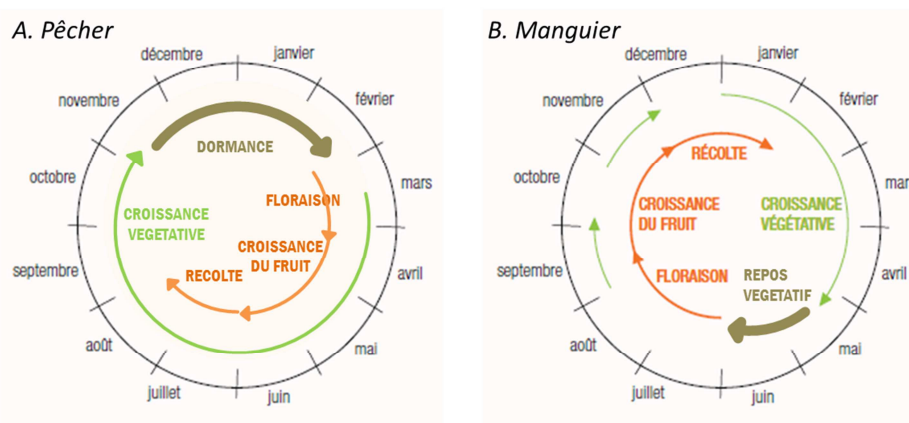
**Fig. 2.** Exemples de sorties du modèle 'QualiTree' : (A) variabilité intra-arbre de différents critères de qualité des fruits à la récolte et (B) représentation spatialisée de la croissance végétative de l'arbre (Lescourret et al., 2011).

Il est fait l'hypothèse que le modèle 'QualiTree' pourra servir de socle commun pour développer un cadre de modélisation générique applicable aux deux espèces fruitières ciblées, i.e. le pêcher et le manguier. Cette étude vise à évaluer la faisabilité et les conditions d'adaptation au manguier du modèle 'QualiTree', en identifiant les principales modifications à apporter au modèle 'QualiTree' original pour prendre en compte les spécificités du manguier tout en anticipant son couplage au module d'interaction mangue-mouches des fruits prévu dans le projet ModQual.

## 2. Spécificités du manguier (vs. pêcher) et implication pour l'adaptation au manguier du modèle 'QualiTree'

### Caractéristiques du cycle phénologique et de la croissance végétative et reproductive du manguier

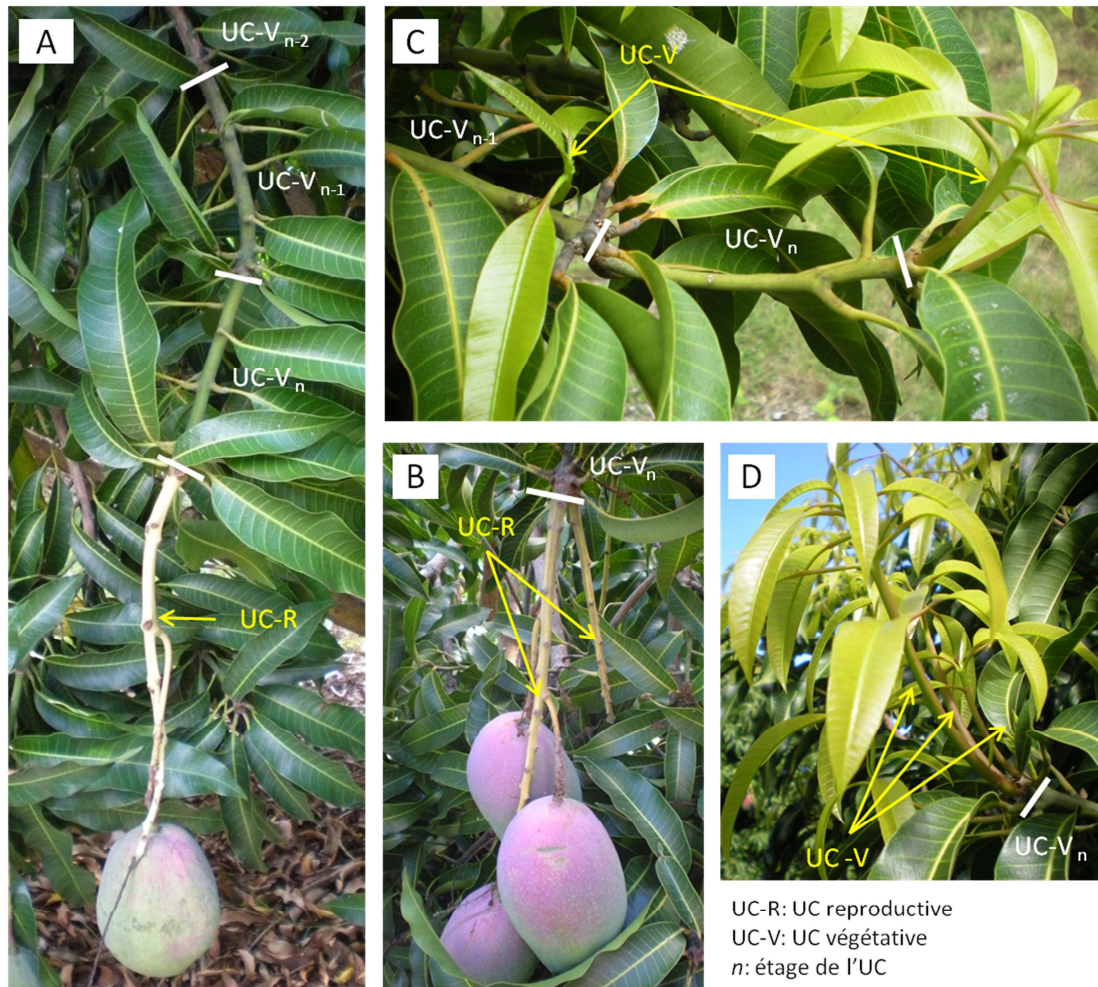
Le cycle phénologique du manguier est caractérisé par l'enchaînement d'événements au cours d'un cycle de croissance : la croissance végétative, le repos végétatif, la floraison puis la croissance des fruits jusqu'à leur récolte (Fig. 3).



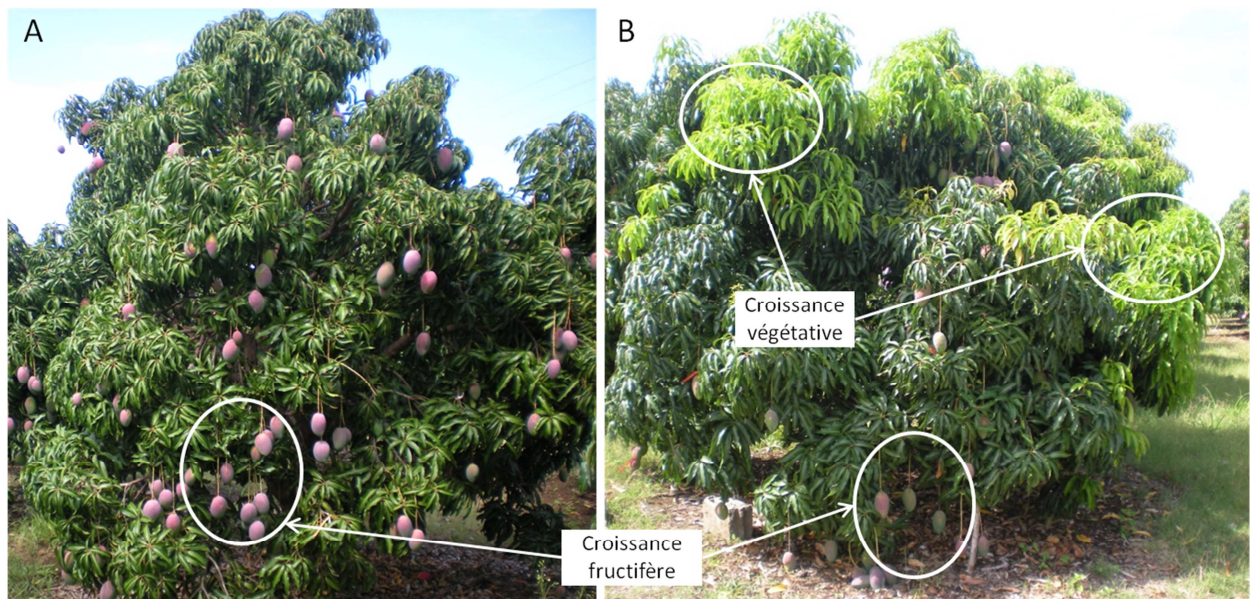
**Fig. 3.** Cycle phénologique (A) du pêcher (cv. Sucrest, Avignon) et (B) du manguier (cv. Cogshall, St-Pierre, Réunion) (d'après Grechi, 2008 ; Normand, 2009).

Par opposition à la croissance continue observée sur pêcher, la *croissance végétative* du manguier est rythmique. Elle se produit comme plusieurs épisodes (ou « flushs ») de croissance séparés par des phases de repos. Au cours d'un flush, des pousses feuillées (structures végétatives constituées d'une tige et de feuilles, aussi appelées unités de croissances végétatives, UCs) émergent de bourgeons apicaux ou latéraux de structures végétatives quiescentes ou au repos. L'ensemble de l'arbre est ainsi formé par un empilement d'UCs qui sont séparées par des cicatrices circulaires et qui peuvent être caractérisées par leur étage et leur âge (Fig. 4). La croissance végétative commence en général dès la fin de la floraison et s'intensifie après la récolte. Le *repos végétatif* correspond à une période d'arrêt de la croissance. Les UCs qui ont été émises au cours de la période de croissance ne subissent pas de changements morphologiques marqués pendant le repos végétatif. Contrairement au pêcher, la tige de l'UC se lignifie progressivement et le feuillage du manguier est persistant : les feuilles peuvent vivre trois à quatre ans avant de tomber. Le repos végétatif est très important pour la floraison : cette période de repos permet aux UCs d'acquérir la « maturité » pour fleurir. La *floraison* est groupée en inflorescences (ou UCs reproductives) qui apparaissent en position terminale des UCs végétatives. Les inflorescences sont des panicules pyramidales pouvant mesurer jusqu'à 30 cm. Elles sont composées de fleurs mâles et hermaphrodites, dont une très faible proportion donnera des fruits. La floraison et la *croissance des fruits* sont des périodes pendant lesquelles il y a généralement peu de croissance végétative (Fig. 3B, 5A), contrairement au pêcher pour lequel ces deux phases se déroulent en même temps. Il est néanmoins courant d'observer des asynchronismes phénologiques sur les manguiers (Fig. 5B). Les flushs de croissance végétative sont souvent asynchrones. Ils se produisent à différents moments sur des parties de l'arbre isolées et regroupant des UCs végétatives portées par de mêmes branches porteuses (Davenport, 2009). Il existe également des asynchronismes de floraison qui sont en grande partie liés aux asynchronismes de croissance végétative. Cela conduit à un étalement de la floraison, par exemple de 16-18 semaines sur des arbres âgés de la variété Cogshall à la Réunion (Normand, 2009).



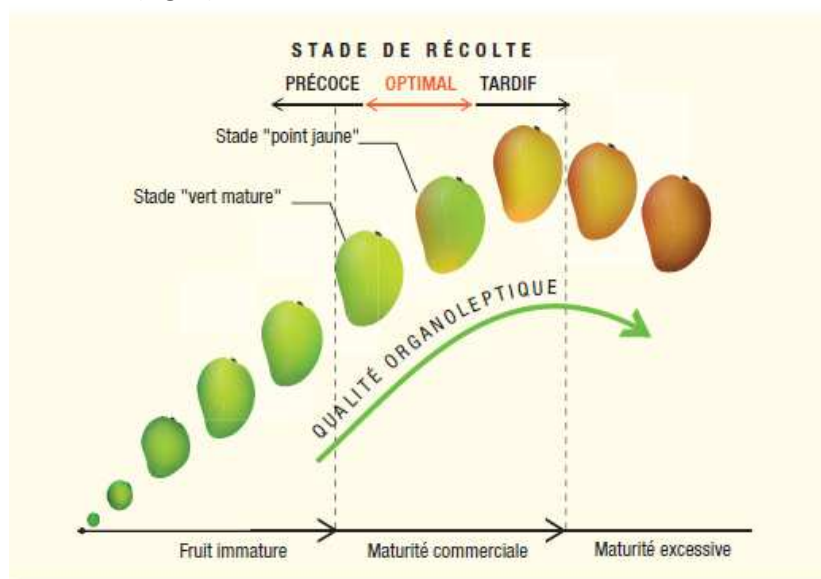


**Fig. 4.** Structures (ou unités de croissance, UCs) végétatives et reproductives du manguiier (cv. Cogshall). En jaune : structures émises après la période de repos végétatif ; en blanc : structures émises avant la période de repos. (A, B) branches reproductives portant un ou plusieurs fruits ; (C, D) branches végétatives avec émergence de nouvelles UCs végétatives à partir de bourgeons apicaux ou latéraux.



**Fig. 5.** Variabilité phénologique inter- et intra-arbre au sein d'un verger de manguiers en période de croissance des fruits (cv. Cogshall ; St Pierre, Réunion, le 29/11/13). (A) Arbres avec une forte charge en fruits et sans croissance végétative ; (C) Arbres avec une faible charge en fruits et avec croissance végétative.

Pendant *la maturation des fruits*, la composition de la mangue évolue. La qualité énergétique et nutritionnelle de la mangue (teneurs en sucres, acides et vitamines) est maximale en début de maturation puis elle décroît (Fig. 6).



**Fig.6.** Evolution des caractéristiques qualitatives d'un fruit en fonction de sa croissance et de sa maturation (Joas and Léchaudel, 2009)

La mangue est un fruit climactérique, c'est-à-dire qui a la capacité de mûrir après la récolte. Un fruit qui commence à mûrir a une durée de conservation limitée. Cependant, un fruit qui est récolté à un stade trop précoce ne peut pas atteindre une bonne qualité après maturation. La composition des mangues dépend de la variété, des conditions de culture, du stade de récolte et du stade de maturité. Aussi, il est important de maîtriser le stade de récolte pour garantir une qualité optimale des mangues (Joas and Léchaudel, 2009).

Le déroulement du cycle phénologique du manguier est influencé par des facteurs climatiques (e.g. température, disponibilité en eau) et des facteurs propres à l'arbre. Il peut également être manipulée, dans une certaine mesure, par des opérations culturales (e.g. taille, défoliation, irrigation, fertilisation azotée) (Davenport, 2009). L'intensité de la floraison (vs. de la croissance végétative) dépend de deux processus distincts : l'initiation qui entraîne le développement du bourgeon et l'induction qui définit son devenir, végétatif ou reproducteur. Contrairement aux arbres fruitiers tempérés, la nature du bourgeon demeure indéterminée jusqu'à ce que sa croissance soit initiée. L'initiation est stimulée par la taille, la défoliation, l'irrigation pendant la saison sèche ou par une augmentation des températures (Davenport, 2009). Chez la plupart des variétés, l'induction florale nécessite des températures fraîches tandis que les températures élevées et la disponibilité en eau favorisent une croissance végétative active. Des facteurs architecturaux endogènes de type structurel et temporel (e.g. position et date d'apparition des UCs) et la charge en fruits de l'arbre l'année précédente peuvent aussi affecter l'occurrence, l'intensité et la temporalité de la floraison (Dambreville et al., 2013a ; Magne, 2004 ; Normand et al., 2009).

### **Objectifs de production et contraintes spécifiques à la culture du manguier**

'QualiTree' est un modèle d'arbre fruitier virtuel qui a été développé sur pêcher pour étudier la variabilité de la qualité des fruits et sa gestion par des pratiques culturales (Lescourret et al., 2011). Ce modèle a été conçu en adoptant un point de vue agronomique pour sélectionner les points clés du système à considérer et garantir ainsi la parcimonie du modèle. Ces points clés concernent i) les performances du système, ii) les principaux facteurs limitants, iii) les processus sous-jacents aux performances, les pratiques culturales qui influencent ces processus et les niveaux d'organisation correspondants. Cette même démarche est nécessaire pour définir les conditions d'adaptation au manguier du modèle 'QualiTree'.



Les principaux objectifs de production en arboriculture sont le rendement, la qualité et la régularité de la récolte. Le rendement d'un arbre est déterminé par sa charge en fruits et la croissance individuelle des fruits (calibre). Le modèle 'QualiTree' s'est focalisé sur l'élaboration de la qualité des fruits, dont le calibre, mais ne considère pas les autres processus influençant le rendement tels que la floraison ou la nouaison. Ce choix est justifié sur pêcher car il est rare que la charge en fruits de l'arbre soit insuffisante ; les arbres sont d'ailleurs couramment éclaircis pour réduire cette charge. Pour le manguier, la situation est différente. Cette espèce présente un certain nombre de caractéristiques liées à l'arbre et aux interactions avec son environnement qui sont autant de contraintes pour la production, la qualité des fruits et la protection contre les bioagresseurs. En particulier, le manguier doit faire face i) à des rendements faibles et à une alternance interannuelle de floraison et de rendement (Fig. 7), ii) à des asynchronismes phénologiques inter- et intra-arbres marqués, iii) à une hétérogénéité de la qualité et de la maturité des fruits et iv) à de fortes pressions parasitaires, notamment par les mouches des fruits mais également par les cécidomyies des fleurs. La cécidomyie des fleurs (*Procontarinia mangiferae*) est un autre ravageur important du manguier. Les femelles pondent sur les inflorescences en débourrement et le développement des larves peut entraîner leur destruction partielle ou totale et ainsi compromettre la récolte. L'alternance de production et les asynchronismes phénologiques au sein et entre les arbres du verger sont deux problèmes impactant les performances du manguier (étalement des stades sensibles aux ravageurs [floraison pour les cécidomyies ; maturité pour les mouches], étalement de la récolte, qualité hétérogène des fruits, irrégularité de la production et *in fine* irrégularité des revenus) et pour lesquels la floraison est une étape clé. La maîtrise de la floraison du manguier par des leviers d'action techniques est primordiale pour atteindre les objectifs de production, au même titre que la maîtrise de la croissance des fruits et de l'élaboration de la qualité.



**Fig. 7.** Variabilité de la charge en fruits des arbres au sein d'un verger de manguiers (cv. Cogshall ; St Pierre, Réunion, le 29/11/13). (A) Arbre avec une forte charge en fruits ; (B) arbre sans fruits.

Pour le manguier, comme pour le pêcher, la disponibilité en carbone a été identifiée comme un des principaux facteurs sources de variation de la croissance en matière sèche des fruits et de la qualité de la mangue. Cette disponibilité, qui dépend des processus d'assimilation et de gestion du C, est modulée par les relations sources-puits de l'arbre et en particulier le rapport feuilles/fruits. Le statut hydrique de l'arbre a également un rôle important dans la croissance en matière fraîche des fruits (calibre) et l'élaboration de la qualité des fruits. Certaines pratiques culturales telles que la taille et l'éclaircissage influencent les relations sources-puits en manipulant la taille des sources ou des puits. La

taille, en modifiant l'architecture de l'arbre, peut également modifier l'interception lumineuse et l'assimilation du C par les organes sources (i.e. feuillage) ainsi que l'environnement thermique des fruits et leur transpiration. Le modèle 'QualiTree' est un modèle guidé par les processus d'acquisition et de gestion du C et de transfert d'eau. Cette approche est ainsi particulièrement adaptée pour le manguier au vu des considérations précédentes. Il apparaît néanmoins nécessaire de compléter ce modèle avec une composante de maturation de la mangue (synthèse d'éthylène) puisque les gradients de qualité du fruit sont en partie expliqués par le gradient de maturité du fruit (Léchaudel, comm. pers.), que le stade de maturité du fruit à la récolte est un élément déterminant sa qualité post-récolte, et que le stade de maturité du fruit est un élément clé dans l'interaction avec les mouches des fruits (Diatla et al. 2013).

Des modèles conceptuels de floraison, avec régulation hormonale ou carbonée, ont été proposés pour expliquer les bases physiologiques de la floraison. L'induction des bourgeons semblerait être régulée par le ratio entre un promoteur végétatif (VP) et un promoteur floral (FP), tous deux synthétisés dans les feuilles et transportés avec les photoassimilats dans le phloème des feuilles jusqu'aux bourgeons (Davenport, 2009). Le VP diminue avec l'âge des feuilles et le FP, qui a une durée de vie courte, est régulé à la hausse par des températures fraîches. Le VP serait associé à la voie de synthèse des gibbérellines. Davenport (2009) a proposé un modèle de la floraison basé sur une régulation hormonale et intégrant l'influence de facteurs exogènes et endogènes. D'après ce modèle, l'initiation des bourgeons serait stimulée par un ratio cytokinine/auxine élevé dans les bourgeons et l'induction florale serait induite par ratio FP/VP élevé. Les photoassimilats auraient un rôle de facilitateurs dans le transport des supposés promoteurs jusqu'aux bourgeons. Les échanges préférentiels entre certaines zones des racines (sources des cytokinines) et de la canopée (source de l'auxine) induiraient des conditions favorables à l'apparition et au maintien d'asynchronismes phénologiques au sein de l'arbre. Chacko (1991) a proposé un autre modèle de floraison régulé par l'offre en assimilats et leur détournement des apex. D'après ce modèle, un faible niveau de réserves ou des conditions environnementales qui stimulent une croissance végétative vigoureuse conduiraient au détournement des assimilats des méristèmes terminaux et inhiberait la floraison. Bien que les mécanismes restent encore mal connus, l'induction florale doit être contrôlée par des facteurs multiples incluant le supposé promoteur floral, les ressources en C de l'arbre et les facteurs hormonaux. Certaines techniques (e.g. gestion de l'eau et de la charge en fruits des arbres, la fertilisation, la taille) proposées comme leviers d'action pour manipuler la croissance et la qualité des fruits sont aussi susceptibles d'avoir un effet sur la floraison et le rendement de l'année suivante.

### ***Conclusions sur les conditions d'adaptation au manguier du modèle 'QualiTree'***

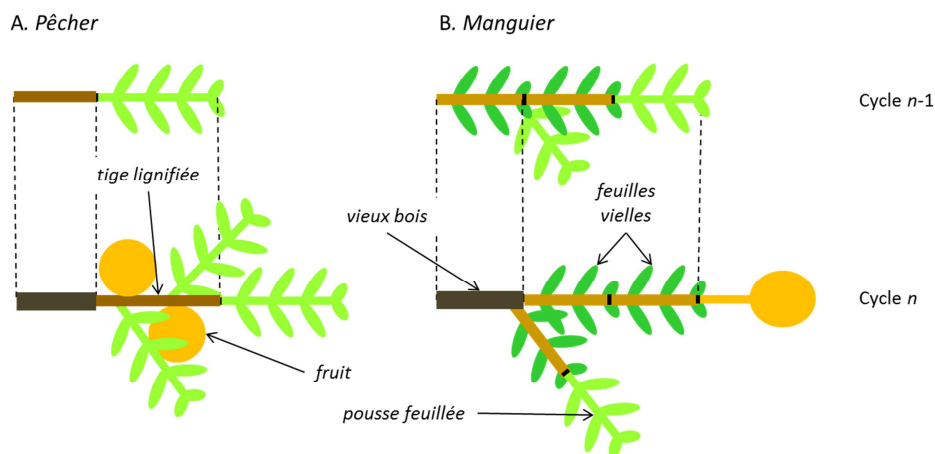
Dans le modèle 'QualiTree', le focus a été mis sur la qualité des fruits, ce qui a justifié de ne modéliser que la phase de croissance des fruits intervenant après la floraison et jusqu'à la récolte. Dans le cadre du projet, il est possible de conserver cette approche pour le modèle 'QualiTree-mango' (version simplifiée) en se focalisant d'une part sur la qualité des fruits et les dommages des mouches des fruits, qui sont étroitement liés aux conditions de croissance des fruits et à leur stade de maturité, et d'autre part sur leur gestion par la date de récolte ou des manipulations du rapport feuille:fruit. Cependant, au vu des spécificités du manguier qui viennent d'être décrites, une version complète du modèle 'QualiTree-mango' qui s'attachera à décrire le fonctionnement de l'arbre du début de la floraison jusqu'à la fin de la croissance végétative (période que nous définirons comme 'cycle de production') devra être développée à moyen terme. Cela nécessite d'élargir le cadre du modèle 'QualiTree' en y intégrant la croissance des inflorescences et en le couplant à un modèle de phénologie. Le modèle de phénologie prédira, au niveau quantitatif et temporel, le débourrement des bourgeons végétatifs et reproducteurs, ce qui définira le nombre de pousses et d'inflorescences en croissance dans le modèle 'QualiTree-mango'. Une approche globale intégrant l'ensemble des processus relatifs à l'élaboration de la qualité de la mangue et à l'élaboration du rendement (dont la floraison est une étape clé) permettra d'aborder les questions de pilotage des performances de l'arbre et de compromis entre rendement et qualité des fruits en situation de stress biotique et à l'échelle annuelle voire pluriannuelle. Ce cadre de modélisation « élargi » offrira aussi la possibilité de considérer la cécidomyie des fleurs, autre ravageur important du manguier, et de rendre compte de la régulation de la phénologie par les ressources carbonées si celle-ci est avérée.



### 3. Modèle 'QualiTree-mango'

#### Structure générale du modèle 'QualiTree-mango'

Dans le modèle 'QualiTree', développé sur pêcher, l'arbre est structuré en différents compartiments : les jeunes racines (i.e. les racines fonctionnelles qui assimilent l'eau et les substances nutritives), les vieilles racines, le vieux bois et les unités fruitières. L'unité fruitière (ou branche fruitière) est considérée comme l'unité de production de base en arboriculture. Elle se compose d'une tige lignifiée portant des pousses feuillées et des fruits (Fig. 8A). L'unité fruitière est un compartiment numéraire (i.e. toutes les unités fruitières sont individualisées) tandis que les autres compartiments sont globaux (i.e. un compartiment par arbre). Le nombre de pousses feuillées et de fruits portés par chaque unité fruitière est défini en entrée du modèle. La croissance de toutes les pousses feuillées d'une part et de tous les fruits d'autre part débute en même temps (i.e. après floraison et à la nouaison, respectivement). La structuration actuelle du modèle 'QualiTree' ne permet pas de prendre en compte certaines spécificités du manguier, notamment i) la persistance des feuilles sur plusieurs cycles de production (Fig. 8B) et ii) la possibilité de plusieurs flushs de croissance végétative et reproductive au cours d'un cycle de production, qui se traduit par des débits de croissance décalés dans le temps.

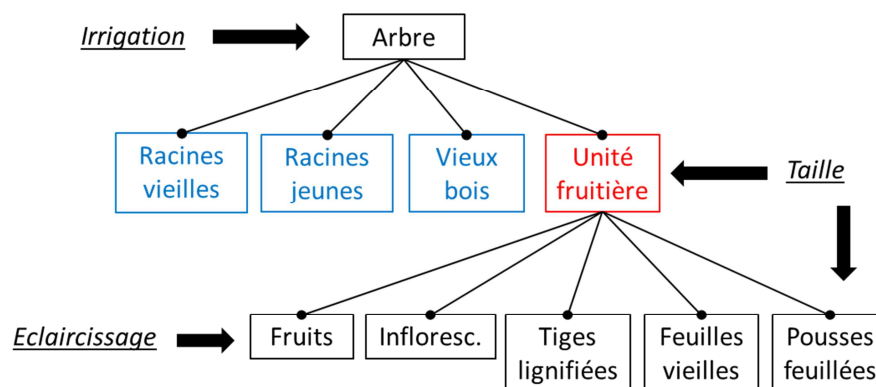


**Fig.8.** Représentation schématique de l'unité fruitière (ou branche fruitière) et évolution de ses composantes d'un cycle de production au suivant pour le pêcher (A) et le manguier (B). Le cycle de production est défini comme la période entre le début de floraison et la fin de la croissance végétative.

En s'appuyant sur les connaissances expertes des chercheurs de l'unité HortSys, les adaptations suivantes ont été définies pour le modèle 'QualiTree-mango' :

- la structure de l'arbre est inchangée sauf pour l'unité fruitière qui contient deux compartiments supplémentaires : 'feuilles vieilles' et 'inflorescences' (Fig. 9). Le compartiment 'feuilles vieilles' correspond aux feuilles des UCs végétatives émises au cours des cycles de production précédents. Ces feuilles ont uniquement une fonction d'assimilation du C tandis que les UCs végétatives émises pendant le cycle de production en cours, assimilées au compartiment 'pousses feuillées', ont une fonction de croissance et d'assimilation du C. Le compartiment 'inflorescences' (utilisé dans la version complète du modèle 'QualiTree-mango') a une fonction de croissance. Après floraison, les inflorescences disparaissent par dessèchement ou sont remplacées par des fruits.
- comme pour le modèle 'QualiTree', les pousses feuillées, les inflorescences et les fruits d'une même unité fruitière sont considérées identiques. Il est toutefois possible dans le modèle 'QualiTree' de répartir les fruits dans trois catégories. Si la variabilité observée à l'échelle de l'unité fruitière n'est pas négligeable cette option pourra être conservée pour les fruits, et également envisagée pour les inflorescences et les pousses feuillées afin de représenter des flushs de croissance successifs. Le nombre et la date de débourrement des pousses feuillées et des inflorescences ainsi que le nombre de fruits en croissance pour chaque unité fruitière sont des entrées du modèle.

- l'état initial de l'arbre (compartimentation et nombre de structures en croissance) est fixé après la période de repos végétatif, à partir des sorties du modèle de phénologie. Les UCs végétatives qui ont été émises aux cycles de production précédents sont assimilées à des tiges lignifiées et des vieilles feuilles, puis au vieux bois (Fig. 8B). Dès qu'une UC atteint un âge  $\geq 4$  ans ou un étage  $\leq n-3$  (cf. Fig. 4), on considère que ses feuilles tombent et sa tige lignifiée est assimilée à du vieux bois. Dans un premier temps toutefois, et tant que le modèle 'QualiTree-mango' ne sera pas couplé au modèle de phénologie, l'état initial sera fixé par le chercheur à partir de mesures sur des arbres *in situ* ou digitalisés ou à partir de données virtuelles.



**Fig.9.** Structure du modèle 'QualiTree-mango' (version complète). Les boîtes représentent les classes d'objets (en bleu : compartiments globaux ; en rouge : compartiments numéraires). Les lignes pleines représentent les relations entre les classes (e.g. l'arbre est composé de racines vieilles). Les pratiques culturales et leurs cibles sont indiquées.

### Représentation de quelques processus physiologiques dans le modèle 'QualiTree-mango'

L'équipe HortSys a développé un modèle de croissance et d'élaboration de la qualité des fruits (calibre et teneurs en matière sèche, sucres, acides et minéraux) sur manguier (cv. Cogshall) qui est fonctionnel à l'échelle de l'unité fruitière (Léchaudel et al., 2005; 2006; 2007). Ce modèle représente le fonctionnement d'une unité fruitière isolée, sans croissance végétative, et composée uniquement de fruits, de tiges lignifiées et de vieilles feuilles. Il repose sur une approche écophysologique similaire à celle adoptée dans le modèle 'QualiTree' ; elle est basée sur une représentation des processus d'acquisition et de gestion du C et des échanges de C et d'eau entre le fruit et la branche. Ce modèle servira de point de départ pour développer le modèle 'QualiTree-mango' sous réserve de le compléter et/ou de le modifier pour certains processus dont une liste non exhaustive est donnée ci-après.

#### ➤ Assimilation du C par les feuilles : photosynthèse et interception lumineuse

Le modèle proposé par Léchaudel et al. (2005) pour calculer l'assimilation du C par les feuilles est semblable à celui proposé dans 'QualiTree', à ceci près que la photosynthèse (via le paramètre de photosynthèse maximale à éclaircissement saturant,  $P_{max}$ ) est régulée à la hausse par la demande en C dans le premier et à la baisse par le niveau des réserves dans les feuilles dans le second. Bien que le niveau des réserves dans les feuilles diminue avec le rapport feuille:fruit (Léchaudel et al., 2005), des résultats sur manguier suggèrent que l'effet stimulant des fruits sur la capacité photosynthétique des feuilles avoisinantes n'est pourtant pas lié à des modifications des teneurs en glucides dans les feuilles (Urban et al., 2003). Par ailleurs, le modèle de Léchaudel et al. (2005) a été calibré sur des unités fruitières avec fruits et ne peut pas s'appliquer à des unités sans fruits : en effet, ce modèle prédit un taux de photosynthèse négatif si la demande en C par les fruits est nulle. Une révision du modèle de photosynthèse du manguier est donc nécessaire. La pertinence de modifier le facteur de régulation (demande en C des fruits vs. niveau des réserves dans les feuilles) devra être évaluée.

Le modèle 'QualiTree' a été couplé à un modèle d'interception lumineuse qui prédit le rayonnement intercepté par chaque unité fruitière en tenant compte de sa position dans l'arbre, de la forme de la canopée et de la densité de feuillage (Miras-Avalos et al., 2011). La canopée de l'arbre est décrite par une forme géométrique et des paramètres de dimension qui sont fixés en entrée du modèle. Pour le pêcher cette forme est définie par deux ellipsoïdes emboîtées et tronquées. L'adaptation du modèle d'interception lumineuse au manguier requiert de définir une forme géométrique décrivant le

port du manguier, celui-ci étant plutôt globulaire pour le cultivar Cogshall. Toutefois, une approche simplifiée a été proposée sur pêcher et manguier (Lescourret et al. 1998 ; Léchaudel et al., 2005). Elle consiste à calculer, pour chaque unité fruitière, le C qui est assimilé par les feuilles exposées au soleil d'une part et par les feuilles à l'ombre d'autre part, ceci en considérant les fractions horaires des surfaces foliaires au soleil et à l'ombre et la part du rayonnement qui est reçu par les feuilles à l'ombre comme des données d'entrée obtenues sur une base expérimentale. Le modèle 'QualiTree-mango' conservera cette approche simplifiée dans un premier temps. Son couplage au modèle d'interception lumineuse sera envisagé dans un second temps.

#### ➤ **Assimilation du C par les fruits**

Le modèle proposé par Léchaudel et al. (2005), contrairement au modèle 'QualiTree' sur pêcher, ne considère pas l'assimilation du C par les fruits. Bien qu'il soit suggéré que cette assimilation, qui ne représenterait que 2,7% de l'assimilation du C par les feuilles, pourrait avoir un rôle important au début de la croissance du fruit (Schaffer et al., 1997), très peu de mesures permettent de le confirmer. Il est alors possible que l'assimilation du C par les fruits qui a été négligée dans ce modèle ait été compensée par une surestimation de la photosynthèse des feuilles. Des mesures plus précises pour quantifier la capacité photosynthétique des fruits au cours de leur croissance sont nécessaires pour justifier de l'intérêt de considérer ce processus dans le modèle 'QualiTree-mango'.

#### ➤ **Demande et allocation du C pour la croissance et la maintenance des organes**

L'extension du modèle manguier existant (Léchaudel et al., 2005) aux échelles de l'arbre et du cycle de production nécessite d'inclure de nouveaux compartiments (i.e. racines, vieux bois, pousses feuillées et inflorescences ; Fig. 9) à ce modèle et de calibrer les fonctions représentant les processus d'acquisition et de gestion du C pour la maintenance et la croissance de ces organes.

Concernant les choix de modélisation de la croissance des organes (hors fruits), certains points de discussion ont été soulevés. Premièrement, la croissance en diamètre des tiges lignifiées a été négligée dans le modèle de Léchaudel et al. (2005). Toutefois sa prise en compte pourra être envisagée dans la version complète du modèle 'QualiTree-mango' qui considère la croissance de l'arbre sur un cycle de production complet (voire sur une succession de cycles de production). Deuxièmement, la composante temporelle qui a été introduite dans le modèle 'QualiTree' pour rendre compte de la diminution de l'activité de croissance de certains organes, en lien avec leur sénescence ou leur maturation, paraît pertinente pour représenter la croissance rythmique des pousses végétatives et le développement puis la sénescence des inflorescences du manguier. Troisièmement, la demande en C pour la croissance des pousses feuillées et des jeunes racines est régulée dans le modèle 'QualiTree' par un principe d'équilibre fonctionnel entre les parties racinaire et aérienne qui tend à maintenir ou restaurer une biomasse d'équilibre entre ces deux compartiments. Un déséquilibre se traduit par une augmentation de la demande en C pour la croissance individuelle des pousses feuillées et une diminution de la demande en C pour la croissance des racines, ou inversement. Ce principe est a priori valable pour le manguier. Toutefois les processus mis en œuvre au niveau des parties aériennes de l'arbre pour rétablir l'équilibre, i.e. une modification de la croissance individuelle des pousses feuillées et/ou une modification de l'initiation et de l'induction de bourgeons végétatifs au cours de chaque flush de croissance végétative, nécessitent d'être étudiés plus finement pour appuyer le choix de modélisation.

L'allocation du C entre les organes est basée sur leur demande en C et des règles de priorité. Il existe un consensus sur la priorité pour la satisfaction des besoins en C pour la maintenance (première priorité) et la mise en réserve (dernière priorité). Concernant la priorité donnée entre la croissance végétative et reproductive, un débat subsiste : dans le modèle 'QualiTree' la croissance végétative et reproductive ont respectivement la deuxième et troisième priorité tandis qu'elles ont une priorité inverse (Wermelinger et al., 1991) ou égale (Grossman and DeJong, 1994) dans d'autres modèles.

Les principaux points de débat pour l'adaptation au manguier du modèle 'QualiTree' porteront sur i) la priorité de l'allocation du C entre la croissance végétative et reproductive et ii) les processus mobilisés pour rétablir l'équilibre fonctionnel entre les parties racinaire et aérienne.

#### ➤ **Croissance et élaboration de la qualité des fruits**

Des modèles représentant la croissance potentielle en matière sèche des fruits (i.e. la croissance qui est atteinte en conditions non limitantes) et leur croissance en matière fraîche ont été développés sur manguier (Léchaudel et al., 2005 ; 2007). Tout comme le modèle 'QualiTree', ils s'inspirent largement de



modèles développés sur pêcher à l'échelle de l'unité fruitière (Lescourret et al., 1998 ; Fishman and Génard, 1998). L'adaptation de ces modèles au manguier a donné lieu à quelques modifications. En particulier, une dépendance entre la taille maximale du fruit et sa biomasse initiale (utilisée comme indicateur du nombre de cellules du fruit) a été introduite dans le modèle de croissance potentielle en matière sèche des fruits tandis que la composante temporelle, qui rend compte d'une diminution de l'activité de croissance des fruits au cours du processus de maturation, n'y ait pas conservée. Dans ce modèle, l'arrêt de croissance du fruit est déterminé par un indice de temps physiologique (somme de températures cumulées depuis la floraison). Des activités sont actuellement menées dans l'unité HortSys (Norday, 2011-14) pour mieux appréhender les processus en jeu dans la maturation et l'arrêt de croissance du fruit, et ainsi compléter le modèle de croissance du fruit avec ses composantes.

Concernant l'élaboration de la qualité des fruits, des relations empiriques sont utilisées pour prédire la teneur de quelques composés primaires (sucres, acides organiques et minéraux) de la mangue (Léchaudel et al., 2006 ; 2007), tandis que le modèle 'QualiTree' repose sur une représentation explicite des processus d'allocation du C dans le fruit et de transformation des sucres. A moyen terme, il est également envisagé d'adopter une approche mécaniste pour représenter les processus d'élaboration des sucres dans la mangue. Toutefois, avant de s'engager dans cette voie, il apparaît nécessaire d'introduire au préalable la composante maturation dans le modèle de croissance du fruit.

### ***Extensions du modèle 'QualiTree-mango' : couplage à un modèle de phénologie et interaction avec les mouches des fruits***

#### **➤ *Modèle de phénologie***

Comme précisé précédemment, le passage à l'échelle du cycle voire de la succession de cycles de production nécessite le couplage du modèle 'QualiTree-mango' à un modèle de phénologie. Des données pour développer le modèle de phénologie ont été acquises (Dambreville et al., 2013a,b). Le travail de modélisation a été engagé par l'équipe HortSys en partenariat avec l'équipe Virtual Plants de l'UMR AGAP et une première version du modèle de phénologie a été réalisée en 2013 (Jestin, 2013). Il repose sur deux approches complémentaires qui utilisent i) des modèles linéaires généralisés pour caractériser statistiquement les processus de mise en place des nouvelles UCs végétatives et des inflorescences ; ii) des modèles graphiques pour modéliser les interdépendances entre la nature et la temporalité de ces entités. Le modèle de phénologie décrit la dynamique de développement du manguier à l'échelle temporelle du cycle de production et à l'échelle structurelle de l'UC. Ses sorties sont des maquettes 3D dynamiques évoluant au cours du temps en fonction des événements phénologiques sur l'arbre. Il décrit, au niveau quantitatif et temporel, le débourrement des bourgeons végétatifs et reproducteurs (i.e. nombre et date d'apparition des nouvelles UCs végétatives et des inflorescences). Les sorties du modèle obtenues pour chacune des UCs qui constituent une unité fruitière seront alors agrégées pour définir le nombre total de structures émises par l'unité fruitière au cours du cycle de production et leur date d'apparition moyenne, et selon qu'elles apparaissent au cours de flushs très distincts, leur répartition dans une ou plusieurs catégories de structures.

#### **➤ *Modèle d'interaction mangue-mouches des fruits***

De récents travaux en partenariat avec l'ISRA au Sénégal ont mis en évidence l'effet de l'état de maturité et de l'état physiologique des mangues sur leur infestation par les mouches des fruits *B. invadens* (Diatta et al., 2013). À l'approche et au cours de la maturation les fruits subissent des modifications biochimiques et physiques. La fermeté du péricarpe, les composés volatiles et la couleur du fruit sont des facteurs potentiellement impliqués dans l'attractivité des mangues (Jayanthy et al., 2012; Rattanapun et al., 2009). Dans le cadre du projet ModQual, un premier objectif est de caractériser la courbe de réponse « mangue-mouches des fruits », c'est-à-dire de caractériser le niveau d'infestation des mangues par les mouches des fruits en fonction du stade de maturité des fruits et de la pression parasitaire. Cette fonction pourra être couplée au modèle 'QualiTree-mango' à travers la composante maturation du fruit qui va être intégrée au modèle de croissance du fruit (Norday, 2011-14). Dans un second temps, il s'agira de déterminer plus finement les caractéristiques du fruit liées à son état de maturité qui sont impliquées dans l'attractivité du fruit vis-à-vis des mouches.

L'acquisition de données préliminaires pour caractériser la courbe de réponse « mangue-mouches des fruits » a été engagée par l'unité HortSys dans le cadre d'essais menés à la Réunion au cours de la période de production 2013-2014. Cette courbe de réponse sera établie à partir de suivis

dynamiques de fruits en vergers qui consistent à relever l'infestation (présence de piqûres), l'indice de maturité et la couleur des fruits. La fermeté du fruit et les composés volatils ne sont pas mesurés mais des relations empiriques ont déjà été établies entre ces variables et l'indicateur de maturité des fruits. En parallèle, le niveau de pression parasitaire dans le verger sera établi à partir de données de piégeage pour les trois principales espèces de mouches présentes à la Réunion (*B. zonata*, *C. rosa*, *C. capitata*). L'incubation de fruits infestés permettra également de déterminer le taux d'infestation des fruits par chacune de ces trois espèces de mouches. Les courbes de réponses seront établies pour trois variétés de mangues [Cogshall, Kent (variétés californiennes assez proches en terme de faciès, à maturité précoce et tardive, respectivement) et José (variété indienne avec des caractéristiques contrastées et à maturité intermédiaire)] et pour des fruits exposés au soleil et à l'ombre.

### **Conclusion et feuille de route pour 2014...**

Dans la perspective de développer un cadre de modélisation générique pour tester et quantifier l'impact des bioagresseurs et de leur gestion sur la production pour des cultures fruitières pérennes, l'adaptation au manguiier du modèle 'QualiTree' est désormais actée. Les principales modifications à apporter au modèle 'QualiTree' pour prendre en compte les spécificités du manguiier et anticiper l'intégration au modèle des interactions mangue-mouches des fruits ont été précisées dans ce rapport. Le développement de ce cadre de modélisation a déjà été engagé et va se poursuivre en 2014 à travers la programmation de plusieurs activités par l'unité HortSys :

#### **➤ Développement d'une version simplifiée du modèle 'QualiTree-mango'**

Une première version simplifiée du modèle 'QualiTree-mango' (i.e. à l'échelle temporelle de la croissance des fruits) sera développée et implémentée sous R, en s'appuyant sur les modèles préexistants sur manguiier (stage M2 programmé). Ce modèle sera accompagné d'un « cahier de bord » qui fera état : i) des changements opérés dans la version simplifiée du modèle 'QualiTree-mango' par rapport au modèle original développé sur pêcher ; ii) des contraintes à considérer pour le développement de la version complète du modèle 'QualiTree-mango' (e.g. pour son couplage au modèle de phénologie et l'intégration de la composante de maturation des fruits) ; iii) des points de blocage et des manques de connaissances et/ou de données pour la construction du modèle 'QualiTree-mango'.

#### **➤ Modélisation de l'interaction mangue-mouches des fruits, basée sur un indicateur de maturité**

Une première version d'un modèle d'interaction mangue-mouche des fruits sera proposée (stage M2 programmé) en s'appuyant sur les données préliminaires qui auront été acquises dans le cadre des essais menés à la Réunion au cours de la période de production 2013-2014.

#### **➤ Modélisation de la phénologie, de la croissance et du développement des unités de croissance et des inflorescences du manguiier**

La construction du modèle de phénologie sera poursuivie et dans la suite de ce modèle, un modèle basé sur les lois d'action de la température sur la croissance et le développement (stades phénologiques) des unités de croissance et des inflorescences sera développé (stage M2). Par ailleurs, une thèse sur l'évaluation des coûts de reproduction vient de débiter au sein de l'unité HortSys (Capelli, 2013-14). Cet ensemble devra pouvoir simuler le nombre et les dates d'apparition des organes, ainsi que leur développement, leur croissance et leurs besoins en C, et ces éléments seront ensuite intégrés à la version complète du modèle 'QualiTree-mango'.

## **4. Références**

- Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P., Savary S., Savini I. & Voltz M. (2005). *Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux*. Rapport d'Expertise scientifique collective, INRA et Cemagref (France).
- Capelli M. (2013-16). *Le juste prix : décrypter l'alternance de production des fruitiers tropicaux via l'analyse des coûts de la reproduction. Le cas du manguiier*. Thèse de doctorat.
- Chacko E.K. (1991). Mango flowering – still an enigma. *Acta Horticulturae*, 291 : 12-21.
- Dambreville A., Lauri P.-E., Trottier C., Guédon Y., Normand F. (2013a). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *J. Exp. Bot.*, 64: 2467-2480.

- Dambreville A., Normand F., Lauri P.-E (2013b). Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Funct. Plant Biol.*, 40: 280-291.
- Davenport T.L., Nuñez-Elisea R. (2009). *Reproductive Physiology*. In : The Mango - Botany, production and uses. R. E. Litz ed. CAB International, Wallingford, UK, 69-146.
- Diatta P., Rey J.-Y., Vayssières J.-F., Diarra K., Coly E. V., Léchaudel M., Grechi I., Ndiaye S., Ndiaye O. (2013). Fruit phenology of citrus, mangoes and papayas influences egg-laying preferences of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *Fruits*, 68: 507-516.
- Fishman S. and Génard M. (1998). A biophysical model of fruit growth: simulation of seasonal and diurnal dynamics of mass. *Plant Cell Environ.*, 21: 739-752.
- Gibert (2007) *Génération de fissures cuticulaires sur la pêche (Prunus persicae (L.) Batsch) en réponse à des opérations culturales. Conséquences pour la qualité et la contamination par les monilioses*. Avignon, France : Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. Thèse de doctorat.
- Grechi I. (2008). *Modélisation écologique et agronomique d'un système « culture fruitière-bioagresseur »*. Application à la production intégrée. Montpellier, France : Montpellier SupAgro, 210 p. Thèse de doctorat.
- Grechi I., Sauge M.-H., Sauphanor B., Hilgert N., Senoussi R., Lescourret F. (2008). How does winter pruning affect peach tree-*Myzus persicae* interactions? *Entomol. Exp. Appl.*, 128: 369-379.
- Grossman, Y.L., DeJong, T.M. (1994). PEACH: a simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiol.*, 14: 329-345.
- Jayanthi P.D., Woodcock C.M., Caulfield J., Birkett M.A., Bruce T.J. (2012). Isolation and Identification of Host Cues from Mango, *Mangifera indica*, That Attract Gravid Female Oriental Fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *J. Chem. Ecol.*, 38: 361-369.
- Jestin A. (2013). *Modélisation du développement et de la phénologie du manguiier*. Rapport de stage de master 2, Université Claude Bernard Lyon 1, 66 p.
- Joas J., Léchaudel M. (2009). *La récolte et la conservation*. In : Guide de production intégrée de mangues à la Réunion, Vincenot D., Normand F. (ed.), Montpellier : Cirad, 105-118.
- Léchaudel M., Normand F., Génard M. (2006). Predicting harvest dates and quality of mango (cv 'Cogshall') fruit according to environmental factors. 8th International Symposium on Mango. Sun City, South Africa.
- Léchaudel M., Vercambre G., Lescourret F., Normand F., Génard M. (2007). An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree Physiol.*, 27: 219-230.
- Léchaudel M., Génard M., Lescourret F., Urban L., Jannoyer M. (2005). Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiol.*, 25: 583-597.
- Lescourret F., Ben Mimoun M., Génard M. (1998). A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level. I. Description and parametrization for peach. *Eur. J. Agron.*, 9: 173-188.
- Lescourret F., Moitrier N., Valsesia P., Génard M. (2011) QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees*, 25: 519-530.
- Magne C. (2004). *Effet de la charge en fruits sur la croissance végétative de plusieurs variétés de manguiier à l'île de La Réunion*. Mémoire de stage ENITA Clermont-Ferrand, Cirad Réunion, 41 p.
- Miras Avalos, J.M., Egea G., Nicolas E., Génard M., Vercambre G., Moitrier N., Valsesia P., Gonzalez-Real M.M., Bussi C., Lescourret F. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees*, 25: 785-799.
- Nordey T. (2011-14). *Analyse expérimentale et modélisation de l'effet de l'environnement sur l'élaboration de la qualité et la maturation de la mangue*. Thèse de doctorat.
- Normand F. (2009). *Le manguiier*. In : Guide de production intégrée de mangues à la Réunion, Vincenot D., Normand F. (ed.), Montpellier : Cirad, 45-57.
- Normand F., Pambo Bello A.K., Trottier C., Lauri P.-E. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting ? An essay in mango. *Ann. Bot.*, 103: 1325-1336.
- Rattanapun W., Amornsak W., Clarke A. R. (2009). *Bactrocera dorsalis* preference for and performance on two mango varieties at three stages of ripeness. *Entomol. Exp. Appl.*, 131: 243-253.



- Rossetto C.J., Bortoletto N., Carvalho C.R.L., de Castro J.V., Walder J.M.M., Nogueira N.L., Arthur V., Lopes L.A. (2009). Mango Resistance to Fruit Flies. I Varietal Selection and Mechanisms of Resistance. Viii International Mango Symposium. S. A. Oosthuysen. Leuven 1, Int Soc Horticultural Science, 820: 575-580.
- Sauge M.-H., Mus F., Lacroze J.P., Pascal T., Kervella J., Poëssel J.-L. (2006). Genotypic variation in induced resistance and induced susceptibility in the Peach *Myzus persicae* aphid system. Oikos, 113: 305-313.
- Sauge M.-H., Grechi I., Poëssel J.-L. (2010). Nitrogen fertilisation effects on *Myzus persicae* aphid dynamics on peach: vegetative growth allocation or chemical defence? Entomol. Exp. Appl., 136: 123-133.
- Schaffer B., Urban L., Lu P., Whaley A.W. (2009). *Ecophysiology*. In : The Mango - Botany, production and uses. R. E. Litz ed. CAB International, Wallingford, UK, 170-209.
- Urban L., Le Roux X., Sinoquet H., Jaffuel S., Jannoyer M. (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. Tree Physiol., 23: 289–300.
- Wermelinger, B., Baumgaertner, J., Gutierrez, A.P. (1991). A demographic model of assimilation and allocation of carbon and nitrogen in grape vines. Ecol. Modelling, 53: 1–26.